

DOI: 10.3724/SP.J.1006.2013.00530

## 玉米叶片光合作用和渗透调节对干旱胁迫的响应

杜伟莉 高杰 胡富亮 郭德林 张改生\* 张仁和\* 薛吉全

西北农林科技大学农学院 / 农业部西北旱区玉米生物学与遗传育种国家重点实验室, 陕西杨凌 712100

**摘要:** 以 2 个不同抗旱性玉米品种郑单 958 (抗旱性强)和陕单 902 (抗旱性弱)为材料, 采用盆栽控水试验, 设置 3 个干旱处理(轻度干旱、中度干旱、重度干旱)和正常灌水, 研究了干旱胁迫对 2 个玉米品种气体交换、叶绿素荧光参数和渗透调节物质的影响。结果显示, 重度干旱造成 2 个玉米品种叶片光合机构紊乱, 破坏细胞膜完整性; 同时增加了渗透调节物质, 这对增强叶片的保水能力, 维持光合速率有重要的作用。但与陕单 902 相比, 干旱胁迫下郑单 958 表现出较高的最大净光合速率( $P_{n,max}$ ), 表观量子效率(AQY), 光饱和点(LSP), 最大电子传递速率( $J_{max}$ ), 最大羧化速率( $V_{c,max}$ ), PSII 的实际量子产量( $\Phi_{PSII}$ )和光化学猝灭系数( $q_p$ ); 较高的脯氨酸(Pro)和可溶性糖含量(SS); 较低的丙二醛含量(MDA)。这些结果表明, 干旱胁迫下抗旱品种郑单 958 具有较强的渗透物质能力, 减轻细胞膜质过氧化程度, 维持较高的光合性能是其适应干旱环境的生理基础。

**关键词:** 玉米; 干旱胁迫; 光响应; 叶绿素荧光参数; 渗透调节

## Responses of Drought Stress on Photosynthetic Trait and Osmotic Adjustment in Two Maize Cultivars

DU Wei-Li, GAO Jie, HU Fu-Liang, GUO De-Lin, ZHANG Gai-Sheng\*, ZHANG Ren-He\*, and XUE Ji-Quan

College of Agronomy, Northwest A&F University / Key Laboratory of Biology and Genetic Improvement of Maize in Arid Area of Northwest Region, Ministry of Agriculture, Yangling 712100, China

**Abstract:** The responses of gas exchange, chlorophyll fluorescence parameters and osmotic adjustment were studied in two different maize hybrids Zhengdan 958 (drought resistance) and Shaandan 902 (drought sensitive) under three different drought stresses (mild drought, moderate drought, severe drought) and normal irrigation in a pot experiment. The results showed that drought stress caused disorder in photosynthesis, damage in the integrity of cellular membranes and increased the amounts of osmotic active substance (proline and soluble sugar) in both two cultivars. Thus these may have an important role in acclimation process to drought stress. However, compared with drought-stressed Shaandan 902, drought-stressed Zhengdan 958 showed higher values of maximum leaf net photosynthetic rate ( $P_{n,max}$ ), apparent quantum efficiency (AQY), light saturation point (LSP), maximum rate of electron transport driving RuBP regeneration ( $J_{max}$ ), maximum rate of RuBP carboxylatase ( $V_{c,max}$ ), PSII actual quantum yield ( $\Phi_{PSII}$ ) and photochemical quenching ( $q_p$ ); higher contents of soluble sugars and proline and lower content of MDA. These results indicate that Zhengdan 958 have a better self-protection of photosynthetic system, greater accumulation of substances for osmotic adjustment for eliminating the negative effects on cellular membranes may be the major physiological traits in the adapt ability to drought conditions.

**Keywords:** Maize; Drought stress; Light responses of photosynthesis; Chlorophyll fluorescence parameters; Osmotic adjustment

干旱造成玉米植株细胞脱水导致玉米减产的主要因素<sup>[1]</sup>, 使得玉米减产 25%~30%, 严重年份部分地区造成绝收<sup>[2]</sup>。增强玉米抗旱性是玉米抗旱育种的主要目标, 明确玉米抗旱生理机制则成为抗旱育

种重要前提<sup>[3]</sup>。玉米通过避旱或耐旱方式自身形成了适应干旱逆境的生态和生理策略<sup>[4]</sup>, 植株对干旱胁迫的第一响应就是通过气孔关闭避开低水势, 由于气孔关闭导致减少  $CO_2$  同化量的减少, 是光合作

本研究由国家重点基础研究发展计划(973 计划)项目(2009CB118604)和国家自然科学基金项目(30971722)资助。

\* 通讯作者(Corresponding authors): 张改生, E-mail: zhanggaisheng18@sohu.com; 张仁和, E-mail: zhangrenhe1975@yahoo.com.cn

第一作者联系方式: E-mail: duweili1105@sohu.com

Received(收稿日期): 2012-06-26; Accepted(接受日期): 2012-11-16; Published online(网络出版日期): 2012-12-11.

URL: <http://www.cnki.net/kcms/detail/11.1809.S.20121211.1613.004.html>

用下降的主要原因之一<sup>[5]</sup>。光能的捕获和能量的利用平衡是光合机构对干旱胁迫反应的核心<sup>[6]</sup>。当干旱引起光合速率降低, 可能增加 PSII 中过剩的光能, 导致 PSII 的活性和卡尔文循环电子需求间能量的不平衡, 最终损伤光合机构<sup>[7-8]</sup>。在这种情况下, 有许多保护机制防止光损伤, 如通过光能捕获减少、抗氧化防御体系和叶黄素循环反应等代谢途径, 阻止体内活性氧代谢失调破坏生物膜结构<sup>[9-11]</sup>。渗透调节物质如脯氨酸和可溶性糖的积累, 有利于清除逆境胁迫条件下植物体内的自由基和活性氧, 降低细胞渗透势维持叶片水分含量, 保持气孔开放等生理过程维持其在体内的平衡和正常代谢<sup>[12-14]</sup>, 说明干旱逆境条件下 PSII 光能转化与渗透调节物质有着密切联系<sup>[15-16]</sup>。而叶绿素荧光参数在干旱逆境下研究光合作用的有效工具, 它所包含丰富的信息可以反映 PSII 的原初光化学反应和光合机构状态的变化<sup>[17-18]</sup>。因此, 将光合作用与渗透调节物质结合起来研究, 有助于明确玉米光能利用与代谢改变的关系。为此, 选取 2 个抗旱性显著差异的玉米品种进行盆栽梯度控水, 从玉米光合速率、叶绿素荧光和渗透调节物质方面, 分析不同抗旱性玉米品种抗旱差异及其生理原因, 以期对西北旱区玉米抗旱节水栽培提供参考。

## 1 材料与方法

### 1.1 供试材料

在本课题组进行玉米品种抗旱性鉴定试验的基础上<sup>[19]</sup>, 筛选出抗旱性显著差异的 2 个玉米品种: 抗旱性较强的郑单 958 和抗旱性较弱的陕单 902 作为供试材料。

### 1.2 试验设计

盆栽试验于 2009 年 4 至 10 月在西北农林科技大学农作物示范园活动式防雨棚内进行。用规格相同的塑料桶(内径 26 cm, 深 38 cm), 分别装风干黏壤土 15 kg, 土壤田间最大持水量为 26.2%, pH 7.2, 有机质含量 1.59%, 全氮 0.055%。桶底装鹅卵石, 上铺滤纸与土隔离, 通过插到鹅卵石上的硬质塑料管浇水。每个品种分正常供水(对照)、轻度干旱、中度干旱和重度干旱 4 个处理, 其土壤相对含水量分别为土壤田间最大持水量的 70%~80%、60%~70%、50%~60%和 35%~45%。实验设 5 次重复, 三叶期定苗每盆 3 株并开始控水, 自然干旱至设定土壤含水量标准范围, 每天早 8:00 和晚 18:00 采用称重法补

水控水并记录, 处理期间除桶内土壤水分明显差异外其他管理一致, 土壤相对含水量达到干旱胁迫条件时持续 7 d, 每个重复取样品第 3 片展叶测定各项指标。

### 1.3 测定项目与方法

1.3.1 叶片光响应曲线 利用 LI-6400 便携式光合作用测定系统(LI-COR, USA), 在上午 9:00~12:00 采用 LI-6400-02B 红蓝光光源测定, 选择晴天连续测定 2 d, 重复测定 3 次。通过开放式气路, 设定温度为 25℃, 大气 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>a</sub>)为 400 μmol mol<sup>-1</sup>, 空气相对湿度为 50%~70%, 设定光强梯度为 1800、1600、1400、1200、1000、800、600、400、350、300、200、150、100、50、20 和 0 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>。测定叶片在每一光强下的净光合速率(P<sub>n</sub>, μmol CO<sub>2</sub> m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、气孔导度(G<sub>s</sub>, mmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>)、胞间 CO<sub>2</sub> 浓度(C<sub>i</sub>, μmol mol<sup>-1</sup>)等光合参数, 采用非直角双曲线模型进行光响应曲线拟合<sup>[20]</sup>, 拟合数据采用 3 次测定的平均值, 公式如下:

$$P_n = \frac{\Phi PAR + P_{n,max} - \sqrt{(\Phi PAR + P_{n,max})^2 - 4\Phi PAR\theta P_{n,max}}}{2\theta} - R_d$$

式中, P<sub>n</sub> (μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) 为净光合速率, PAR 为光量子通量密度即光合有效辐射强度, AQY 为表观量子效率, P<sub>n,max</sub> 为光饱和时的最大净光合速率, R<sub>d</sub> 为暗呼吸速率, θ 为非直角双曲线的凸度。以光强为横坐标, 光合速率为纵坐标, 制作 P<sub>n</sub>-PAR 响应曲线, 并用光强低于 200 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 的数据直线回归求得响应曲线的初始斜率即为表观量子效率(AQY)和光补偿点(LCP)。

1.3.2 叶片 CO<sub>2</sub> 响应曲线 参考 Herrick 等<sup>[21]</sup>的方法, 用 LED 光源将 PAR 维持在 1600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, 温度控制在 25℃, 用 CO<sub>2</sub> 注入系统, 控制 CO<sub>2</sub> 浓度依次为 0、20、50、100、200、300、400、600、800、1000、1400 和 1800 μmol mol<sup>-1</sup>, 通过 Farquhar 方程拟合 P<sub>n</sub>-C<sub>i</sub> 响应曲线<sup>[22]</sup>得到最大羧化效率(V<sub>c,max</sub>)、最大电子传递效率(J<sub>max</sub>)。

1.3.3 叶绿素荧光参数 选择晴天上午 9:00—12:00 利用 PAM-2100 荧光仪(WALZ, Germany), 以叶脉为轴的对称点测量叶绿素荧光参数。先暗适应 30 min, 测定暗适应下的初始荧光(F<sub>o</sub>)、最大荧光(F<sub>m</sub>)。设置 600 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> 的光强, 测定光适应下的最大荧光(F<sub>m</sub>')、最小荧光(F<sub>o</sub>')、稳态荧光(F<sub>s</sub>)等荧光参数; 参照 Demming-Adams 等<sup>[23]</sup>方法, 最大光化

学效率  $F_v/F_m=(F_m - F_o)/F_m$ , 实际量子产量  $\Phi_{PSII}=(F_m' - F_s)/F_m'$ , 光化学猝灭系数  $q_P=(F_m' - F_s)/(F_m' - F_o')$ , 非光化学猝灭系数  $NPQ=(F_m - F_m')/F_m'$ 。每个处理重复 3 次。

1.3.4 脯氨酸、可溶性糖和丙二醛含量 脯氨酸含量采用酸性茚三酮法测定<sup>[24]</sup>, 可溶性糖含量采用蒽酮法测定<sup>[24]</sup>, MDA 含量测定采用 TBA 法<sup>[24]</sup>。

1.4 数据处理

采用 Microsoft Excel 2003 计算试验数据平均值, SPSS 12.0 进行统计分析。

2 结果与分析

2.1 干旱胁迫下不同玉米品种叶片气体交换的光响应

光强对玉米光合作用有显著的影响, 而不同品

种在干旱胁迫下对光照的响应也不相同(图1), 相同干旱胁迫下 2 个品种叶片  $P_n$  随着 PAR 的增加呈上升后渐趋平缓下降。随着干旱胁迫程度加剧,  $P_n$  光响应曲线变化趋势大幅下降。2 个品种叶片光响应曲线参数最大净光合速率( $P_{n,max}$ )、表观量子效率(AQY)随着干旱胁迫程度的增加呈现下降的趋势(表 1)。不同干旱胁迫下, 郑单 958 的  $P_{n,max}$  和 AQY 值始终比陕单 902 大, 在轻度干旱处理下, 前者为 8.800 和 0.043, 而后者下降到 6.700 和 0.028。说明郑单 958 的光合能力较强, 有利于干物质积累。2 个品种的光饱和点(LSP)随着干旱胁迫程度的增加降低, 而光补偿点(LCP)升高, 郑单 958 其变化幅度小于陕单 902, 且相同干旱胁迫下郑单 958 的 LSP 高、LCP 低, 有效利用光照的范围较宽, 对强光和弱光的利用效率都较高, 也反映出郑单 958 光合能力强。

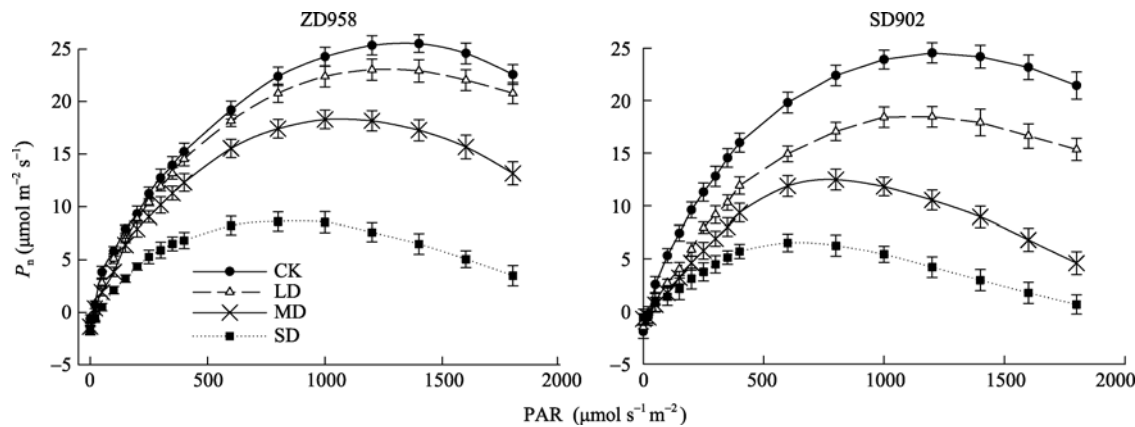


图 1 干旱胁迫下 2 个玉米品种叶片气体交换参数的光响应  
Fig. 1 Light responses of leaf photosynthesis under drought stress in two maize cultivars  
CK: 正常供水; MD: 轻度干旱; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱。  
CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought.

表 1 干旱胁迫下 2 个玉米品种的光响应曲线拟合参数最大光合速率、表观量子效率、光补偿点和光饱和点  
Table 1 Photosynthesis light responses curves of two maize cultivars under the different drought stress including maximum photosynthesis capacity ( $P_{n,max}$ ), apparent quantum yield (AQY), light saturation point (LSP), and light compensation point (LCP)

品种 Cultivar	处理 Treatment	最大光合速率 $P_{n,max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	表观量子效率 AQY ( $\mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol Photon}^{-1}$ )	光补偿点 LCP ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	光饱和点 LSP ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
郑单 958 Zhengdan 958	正常灌水(对照) CK	26.2 a	0.068 a	10.8 a	1357.6 a
	轻度干旱 LD	23.6 a	0.059 a	18.8 a	1245.6 a
	中度干旱 MD	18.8 a	0.051 a	28.8 b	1008.2 a
	重度干旱 SD	8.8 b	0.043 b	43.2 c	684.0 b
陕单 902 Shaandan 902	正常灌水(对照) CK	25.2 a	0.061 a	10.9 a	1324.8 a
	轻度干旱 LD	18.9 a	0.043 a	25.2 a	1008.3 a
	中度干旱 MD	12.8 b	0.039 b	36.8 b	709.2 b
	重度干旱 SD	6.7 c	0.028 c	50.4 c	548.0 c

表中数据为 3 次测定平均值, 不同小写字母表示在 0.05 水平上差异显著。  
Data in the table are the mean of three replicates. Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level. CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought.

2.2 干旱胁迫下不同玉米品种叶片气体交换- $\text{CO}_2$  响应

图 2 显示,  $P_n$  随着  $\text{CO}_2$  浓度的增加呈上升趋势, 在较弱与适宜的光强下, 随着干旱胁迫的加剧, 2 个玉米品种  $P_n$  呈下降趋势, 不同干旱处理下抗旱品种郑单 958 的  $P_n$  值高于陕单 902。干旱处理显著影响

了玉米幼苗光合- $\text{CO}_2$  响应曲线的各个参数值( $P < 0.05$ )(表 2)。随着干旱胁迫的加剧,  $V_{c,\max}$  和  $J_{\max}$  均显著降低, 在轻度干旱处理下, 与对照相比, 郑单 958 的  $V_{c,\max}$  值下降 120.39%,  $J_{\max}$  下降 122.19%; 而陕单 902 的  $V_{c,\max}$  下降 151.73%,  $J_{\max}$  下降 147.31%。郑单 958 在干旱胁迫下具有更强的碳同化能力。

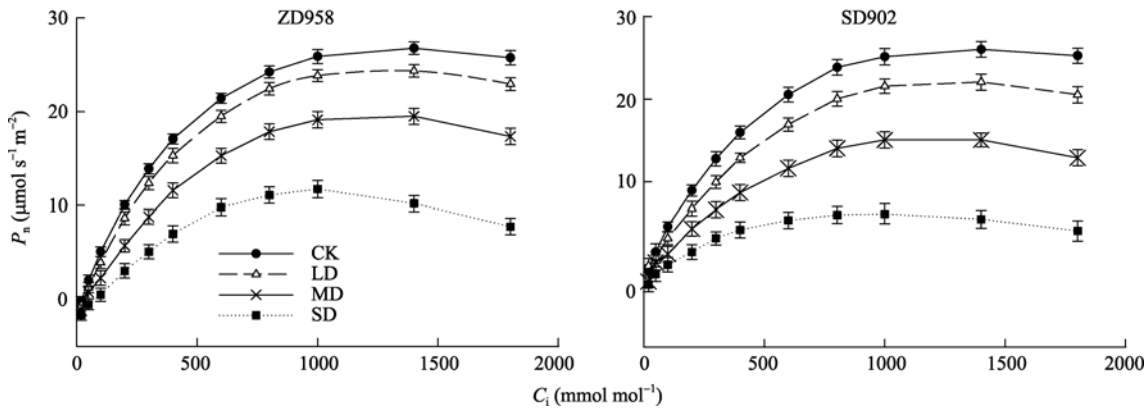


图 2 干旱胁迫下 2 个玉米品种叶片气体交换参数的  $\text{CO}_2$  响应  
Fig. 2  $\text{CO}_2$  responses of leaf photosynthesis under different drought stresses in two maize cultivars  
CK: 正常供水; MD: 轻度干旱; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱。  
CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought.

表 2 干旱胁迫对不同玉米品种叶片  $\text{CO}_2$ -光合速率响应曲线拟合参数最大羧化速率和电子传递速率的影响  
Table 2 Drought stress effects on internal- $\text{CO}_2(C_i)$ -response curves of photosynthesis curves parameters in the different maize cultivars, maximum rate of Rubisco activity ( $V_{c,\max}$ ), light saturated rate of electron transport ( $J_{\max}$ )

品种 Cultivar	处理 Treatment	最大羧化速率 $V_{c,\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	最大电子传递速率 $J_{\max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
郑单 958 Zhengdan 958	正常灌水(对照) CK	50.78±14.36 a	65.88±12.34 a
	轻度干旱 LD	46.35±15.42 a	59.87±11.08 a
	中度干旱 MD	33.32±16.13 b	43.35±14.07 b
	重度干旱 SD	23.04±10.52 c	29.65±23.31 c
陕单 902 Shaandan 902	正常灌水(对照) CK	48.03±18.61 a	62.89±15.87 a
	轻度干旱 LD	35.02±20.38 b	44.97±18.92 b
	中度干旱 MD	29.91±13.95 c	39.29±14.37 c
	重度干旱 SD	19.08±11.86 d	25.43±21.08 d

数据为3次重复, 不同小写字母表示在0.05水平差异显著。CK: 正常供水; MD: 轻度干旱; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱。  
Data in the table are the mean of three replicates. Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level. CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought.

2.3 干旱胁迫对不同玉米品种叶绿素荧光参数的影响

由图 3 可以看出, 潜在最大荧光( $F_v/F_m$ )、实际量子产量( $\Phi_{\text{PSII}}$ )、光化学猝灭系数( $q_p$ )均随干旱胁迫程度的加剧而降低, 且相同干旱处理时, 郑单 958 叶片  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  荧光参数高于陕单 902; 而光化学猝灭系数(NPQ)的变化随干旱胁迫呈现升高的趋势, 说明 2 个品种干旱胁迫下叶绿素吸收并用于光合作用的光能比例逐渐降低, 导致热耗散的比例升高。在中度和重度干旱胁迫下陕单 902 PSII 受到

严重的伤害, 光合电子传递受抑制程度大于郑单 958, 光合作用潜力与光能利用效率明显低于郑单 958。干旱胁迫下抗旱品种郑单 958 具有较高的  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{\text{PSII}}$  和  $q_p$  表现出较好的光合性能。

2.4 干旱胁迫下不同玉米叶片脯氨酸, 可溶性糖和丙二醛含量的变化

随着干旱胁迫的加剧, 2 个品种叶片的脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)含量变化均呈上升趋势, 在重度干旱处理下 Pro 和 SS 含量显著上升( $P < 0.05$ ), 郑单 958 上升速度高于陕单 902 (图 4-A, B), 分别较

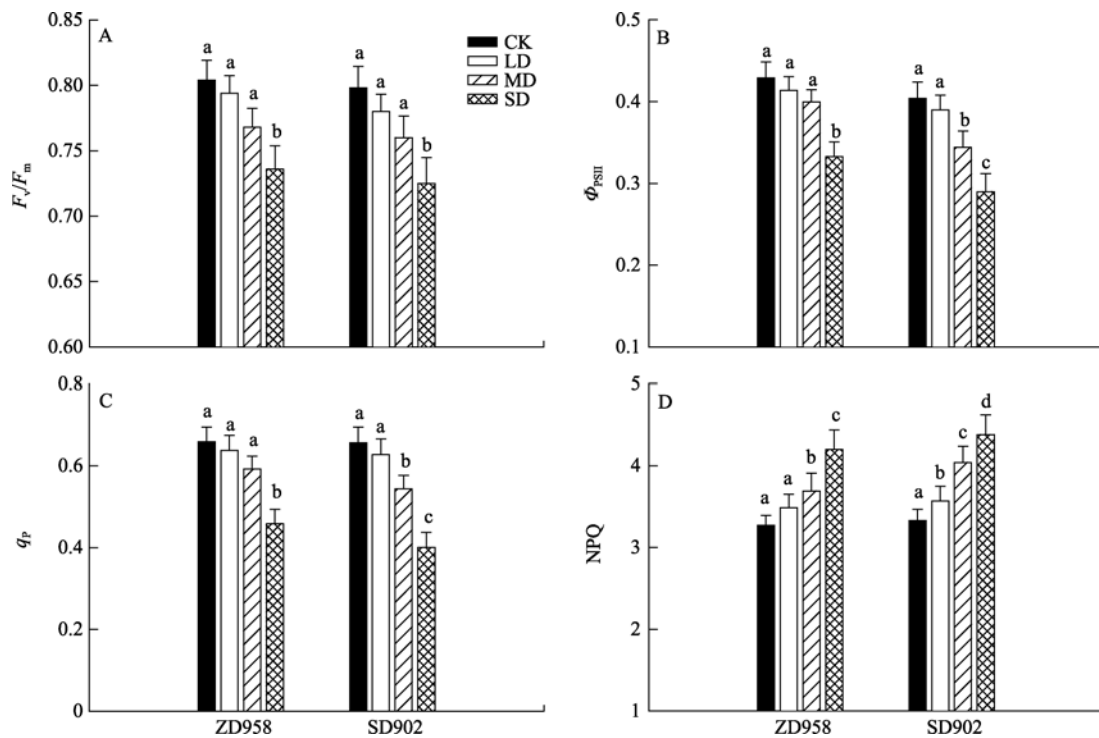


图 3 干旱胁迫下 2 个玉米品种叶绿素荧光参数的变化

Fig. 3 Changes of chlorophyll fluorescence parameters in two maize cultivars under different drought stresses

CK: 正常供水; MD: 轻度干旱; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱。不同小写字母表示在 0.05 水平上的差异。

CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought. Different lowercase letters indicate significant difference at 0.05 level.

对照升高 152.2%、94.5%和 125.9%、77.6%，表明郑单 958 渗透调节能力高于陕单 902，清除叶片内活性氧的能力较强。

从图 4-C 可以看出，随着干旱胁迫程度的增加，2 个品种 MDA 含量均呈现升高趋势，但升高幅度不同(图 3-D)。在轻度干旱处理下，郑单 958 的 MDA 含量与对照差异不显著，在中度干旱和重度干旱处理下，MDA 含量分别比对照高 24.5%和 72.8%；而陕单 902 的 MDA 含量在轻度干旱、中度干旱和重度干旱处理下，分别比对照高出 33.2%、90.8%和 126.8%，各处理间差异显著。在重度干旱处理下陕单 902 的 MDA 积累量是郑单 958 的 1.74 倍，陕单 902 膜系统受损程度大。

### 3 讨论

干旱使得玉米叶片光合能力降低<sup>[2,8]</sup>，光响应曲线作为玉米叶片对光能利用效率判定的主要依据<sup>[3]</sup>。干旱胁迫下不同抗旱玉米品种光响应曲线的特征参数  $P_{n,max}$ 、LCP、AQY 和 LSP 有显著差异<sup>[2]</sup>。 $P_{n,max}$  高反映玉米光合作用对干旱的适应性较强，AQY 高说明叶片光能转化效率高<sup>[2,26]</sup>。本研究干旱使得郑单 958 和陕单 902 的  $P_{n,max}$  和 AQY 均降低，

而郑单 958 在干旱胁迫下能够维持较高  $P_{n,max}$  和 AQY 水平，说明郑单 958 较多的利用光能，减轻对光合机构的光破坏。LSP 高能更有效地利用强光，在植物受到强光时越不易发生光抑制，LCP 低说明植物利用弱光能力强，有利于有机物质的积累<sup>[2-3,25]</sup>。本研究中干旱胁迫下 2 个玉米品种的 LSP 降低而 LCP 显著增加，而郑单 958 比陕单 902 变化幅度小，说明郑单 958 对强光和弱光的利用能力均较强。与前人在干旱胁迫下玉米<sup>[2,15]</sup>和棉花<sup>[28]</sup>等研究结果相一致。

干旱胁迫下玉米光合速率降低伴随着最大羧化速率( $V_{c,max}$ )和最大电子传递速率( $J_{max}$ )的降低(表 2)。与 Mishra 等<sup>[29]</sup>在马铃薯上的研究报道相类似。 $V_{c,max}$  降低可能是干旱胁迫下 1,5-二磷酸核酮糖羧化酶(Rubisco)失活， $J_{max}$  降低归因于限制 RuBP 再生<sup>[11]</sup>，受到 ATP 和 NADPH 的合成能力降低的影响<sup>[7,29]</sup>。本研究中，郑单 958 比陕单 902 降低幅度小，说明干旱胁迫下郑单 958 较高的  $V_{c,max}$  和  $J_{max}$  维持了较高的光合速率。

玉米光合速率降低会影响到光合机构 PSII 的损伤<sup>[8,23]</sup>，PSII 主动调节电子传递速率和光化学效率，以响应  $CO_2$  同化能力降低<sup>[11,26]</sup>。本研究表明，干旱

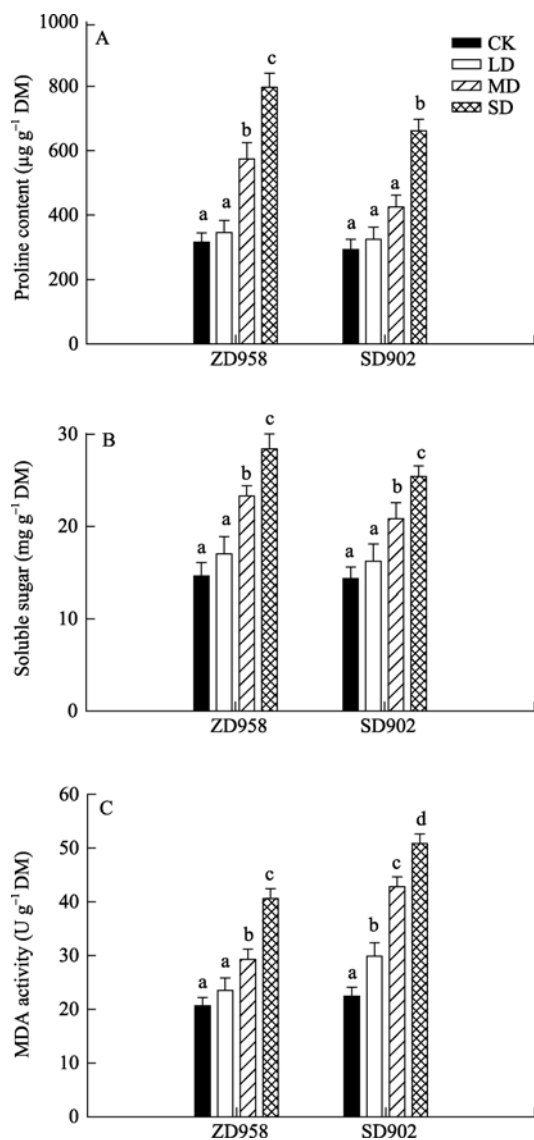


图 4 干旱胁迫下 2 个玉米品种叶脯氨酸、可溶性糖和丙二醛含量的变化

Fig. 4 Changes of proline, soluble sugars, and MDA contents under drought stresses in two maize cultivars

CK: 正常供水; MD: 轻度干旱; MD: 中度干旱; SD: 重度干旱。  
CK: normal irrigation; MD: mild drought; MD: moderate drought; SD: severe drought.

胁迫下 2 个玉米品种  $F_v/F_m$ 、 $\Phi_{PSII}$  和  $q_p$  均下降, 抗旱品种郑单 958 下降幅度小, 说明干旱胁迫下郑单 958 光能捕获与转化能力强于陕单 902, 是其在干旱胁迫下具有高产的光合生理原因。NPQ 是衡量过剩激发能耗散的指标<sup>[14,23]</sup>, 干旱胁迫后玉米叶片 NPQ 不同程度上升, 使 PSII 将过剩的光能以热的形式耗散<sup>[2,27]</sup>。抗旱性强的郑单 958 的 NPQ 上升幅度小于抗旱性弱的陕单 902, 说明郑单 958 热耗散较少, 有利于碳同化能力和 PII 激发能利用效率。

干旱胁迫下, 叶片 PSII 活性降低导致激发能的

上升, 产生过量的活性氧(ROS), 导致膜系统破坏, 从而反馈抑制叶片光合能力<sup>[13,28,30]</sup>。渗透物质的积累对调控干旱逆境伤害生理过程有重要的贡献<sup>[13]</sup>, Campos 等<sup>[31]</sup>研究指出干旱胁迫下渗透调节物质脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)的积累增加, 有助于清除干旱胁迫条件下植株体内的活性氧, 避免细胞膜质过氧化。我们的研究结果也支持这一结论, 表现为植株细胞膜质过氧化物 MDA 含量抗旱性强的郑单 958 小于抗旱性弱的陕单 902, 表明郑单 958 具有较强的渗透调节能力, 较多的清除活性氧减轻细胞膜伤害程度, 维持较高的光合速率。这可能与脯氨酸(Pro)和可溶性糖(SS)作为渗透调节物质和调节信号双重功能有关<sup>[30-31]</sup>。而干旱胁迫下玉米叶片渗透调节物质(Pro 和 SS)如何协调光合代谢相关机制需进一步深入研究。

#### 4 结论

干旱胁迫下 2 个玉米品种对强、弱光的利用能力下降, 最大光合速率和光能转化率降低, 同时增加了渗透调节物质。但与陕单 902 相比, 干旱胁迫下郑单 958 具有较强的渗透物质的积累能力, 减轻细胞膜质过氧化程度, 维持较高的光合性能是其适应干旱环境的重要生理基础。

#### References

- [1] Campos H, Cooper M, Habben J E, Edmeades G O, Schussler J R. Improving drought tolerance in maize: a view from industry. *Field Crops Res*, 2004, 90: 19–34
- [2] Zhang R-H(张仁和), Xue J-Q(薛吉全), Pu J(浦军), Zhao B(赵兵), Zhang X-H(张兴华), Zheng Y-J(郑友军), Bu L-D(卜令锋). Influence of drought stress on plant growth and photosynthetic traits in maize seedlings. *Acta Agron Sin* (作物学报), 2011, 37(3): 521–528 (in Chinese with English abstract)
- [3] Xu D-Q(许大全). *Photosynthetic Efficiency* (光合作用效率). Shanghai: Shanghai Scientific and Technical Publishers, 2002. pp 821–834 (in Chinese)
- [4] Erice G, Louahlia S, Irigoyen J J, Díaz M S, Alami I T, Avicé J C. Water use efficiency, transpiration and net  $\text{CO}_2$  exchange of four alfalfa genotypes submitted to progressive drought and subsequent recovery. *Environ Exp Bot*, 2011, 72: 123–130
- [5] Pinheiro C, Chaves M M. Photosynthesis and drought: can we make metabolic connections from available data? *J Exp Bot*, 2011, 62: 869–882
- [6] Nielsen D C, Vigil M F, Benjamin J G. The variable response of dry land corn yield to soil water content at planting. *Agric Water*

- Manag*, 2009, 96: 330–336
- [7] Li R H, Guo P G, Baum M, Grando S, Ceccarelli S. Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agric Sci China*, 2006, 5: 751–757
- [8] Jiang G-M(蒋高明). Plant Physioecology (植物生理生态学). Beijing: Higher Education Press, 2004. pp 24–28 (in Chinese)
- [9] Ding L, Wang K J, Jiang G M, Li Y G, Jiang C D, Liu M Z, Niu S L, Peng Y. Diurnal variation of gas exchange, chlorophyll fluorescence and xanthophylls cycle components of maize hybrids released in different years. *Photosynthetica*, 2006, 44: 26–31
- [10] Levitt J. Responses of Plants to Environmental Stresses: Water, Radiation, Salt and Other Stresses, 2nd edn. New York: Academic Press, 1980. pp 25–280
- [11] Lin Y-C(林叶春), Zeng Z-H(曾昭海), Ren C-Z(任长忠), Li Z-J(李志坚), Guo L-C(郭来春), Yang X-C(杨学超), Wang C-L(王春龙), Qian X(钱欣), Hu Y-G(胡跃高). Effects of partial root zone irrigation on leaf photosynthetic curves and chlorophyll fluorescence parameters in naked oat. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2012, 38(6): 1062–1072 (in Chinese with English abstract)
- [12] Shao H B, Liang Z S, Shao M A. Osmotic regulation of 10 wheat (*Triticum aestivum* L.) genotypes at soil water deficits. *Colloids and Surfaces B: Biointerfaces*, 2006, 47: 132–139
- [13] Babita M, Maheswari M, Rao L M, Shanker A K, Rao D G. Osmotic adjustment, drought tolerance and yield in castor (*Ricinus communis* L.) hybrids. *Environ Exp Bot*, 2010, 69: 243–249
- [14] Aroca R, Irigoyen J J, Sánchez-díaz M. Drought enhances maize chilling tolerance: II. Photosynthetic traits and protective mechanisms against oxidative stress. *Physiol Plant*, 2003, 117: 540–549
- [15] Ephrath J E. The effects of drought stress on leaf elongation, photosynthesis and transpiration rate in maize leaves. *Photosynthetica*, 1991, 25: 607–619
- [16] Yousifi N, Slama I, Ghnaya T, Savoure A, Abdelly C. Effects of water deficit stress on growth, water relations and osmolyte accumulation in *Medicago truncatula* and *M. laciniata* populations. *Comptes Rendus Biologies*, 2010, 333: 205–213
- [17] Baker N R, Rosenqvist E. Application of chlorophyll fluorescence can improve crop production strategies: an examination of future possibilities. *J Exp Bot*, 2004, 55: 1607–1621
- [18] Schreiber U, Schliwa U, Bilger W. Continuous recording of photochemical and nonphotochemical chlorophyll fluorescence quenching with a new type of modulation fluorometer. *Photosynth Res*, 1986, 10: 51–62
- [19] Zhang R-H(张仁和), Ma G-S(马国胜), Bu L-D(卜令铎), Shi J-T(史俊通), Xue J-Q(薛吉全). Appraisal and comprehensive evaluation of different genotype maize cultivars for drought resistance. *Seed (种子)*, 2009, 28(10): 91–93 (in Chinese with English abstract)
- [20] Farquhar G D, Sharkey T D. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol*, 1982, 33: 317–345
- [21] Herrick J D, Thomas R B. Effects of CO<sub>2</sub> enrichment on the photosynthetic light response of sun and shade leaves of canopy sweet gum (*Liquidambar styraciflua*) in a forest ecosystem. *Tree Physiol*, 1999, 19: 779–786
- [22] Ethier G J, Livingston N J. On the need to incorporate sensitivity to CO<sub>2</sub> transfer conductance into the Farquhar-von Caemmerer-Berry leaf photosynthesis model. *Plant Cell Environ*, 2004, 27: 137–153
- [23] Demmig-Adams B, Adams W W, Baker D H, Logan B A, Bowling D R, Verhoreven A S. Using chlorophyll fluorescence to assess the fraction of absorbed light allocated to thermal dissipation of excess excitation. *Physiol Plant*, 1996, 98: 253–264
- [24] Gao J-F(高俊凤). Plant Physiology Experiment Guidance (植物生理实验指导). Beijing: Higher Education Press, 2006. pp 122–125 (in Chinese)
- [25] Zhang S-R(张守仁). A discussion on chlorophyll fluorescence kinetics parameters and their significance. *Chin Bull Bot (植物学通报)*, 1999, 16(4): 444–448 (in Chinese with English abstract).
- [26] Li G(李耕), Gao H-Y(高辉远), Zhao B(赵斌), Dong S-T(董树亭), Zhang J-W(张吉旺), Yang J-S(杨吉顺), Wang J-F(王敬锋), Liu P(刘鹏). Effects of drought stress on activity of photosynthesis in leaves of maize at grain filling stage. *Acta Agron Sin (作物学报)*, 2009, 35(10): 1916–1922 (in Chinese with English abstract)
- [27] Efeoglu B, Ekmekci Y, Cicek N. Physiological responses of three maize cultivars to drought stress and recovery. *South Afr J Bot*, 2009, 75: 34–42
- [28] Massacci A, Nabiv S M, Pietrosanti L, Nematov S K, Chernikova T N, Thor K, Leipner J. Response of photosynthesis apparatus of cotton to the onset of drought stress under field conditions by gas change analysis and chlorophyll fluorescence imaging. *Plant Physiol Biochem*, 2008, 46: 189–195
- [29] Mishra K B, Iannaccone R, Petrozza A, Mishra A, Armentano N, Vecchia G L, Trtílek M, Cellini F, Nedbal L. Engineered drought tolerance in tomato plants is reflected in chlorophyll fluorescence emission. *Plant Sci*, 2012, 182: 79–86
- [30] Bai L P, Sui F G, Ge T D, Sun Z H, Lu Y Y, Zhou G S. Effect of Soil drought Stress on leaf water status, membrane permeability and enzymatic antioxidant system of maize. *Pedosphere*, 2006, 16: 326–332
- [31] Campos K F, Carvalho K, Souza F S, Marur C J, Pereira L F, Vieira L G. Drought tolerance and antioxidant enzymatic activity in transgenic ‘Swingle’ citrumelo plants over-accumulating proline. *Environ Exp Bot*, 2011, 72: 242–250